植物分类学报 25 (4): 307—313 (1987)
Acta Phytotaxonomica Sinica

论世界柳属植物的分布和起源

方 振 富
(中国科学院林业土壤研究所，沈阳)

关键词 柳属植物；分布；起源

柳属植物绝大多数分布在北半球，种数和个体数目都很多，是北半球的主要树种，仅少数种分布到南半球。《中国植物志》第二十卷第二分册，对杨柳科的分类基础研究的初步完成，为研究柳属的系统发生、进化、分布等的理论研究和应用研究都提供了基本资料。本文仅对柳属植物在世界上的分布及其原始类群和起源加以讨论。

一、柳属植物在各大洲的分布

根据我们现在所掌握的资料，世界柳属约 526 种。亚洲约 375 种，占世界柳属种数的 71.29%，特有种约 328 种。欧洲约 114 种，占世界种数的 21.67%，特有种 73 种。北美洲约 91 种，约占世界种数的 17.3%，特有种 71 种。非洲计 8 种，占世界种数的 1.52%，特有种 6 种。南美洲仅一种。欧、亚、北美三大洲的共有种约 8 种(未计与自然分布无关的，引种栽培的四种)，欧洲与亚洲共有的计 34 种；欧洲和北美洲的共有种计 14 种，亚洲和北美洲的共有种 14 种，亚洲和非洲的共有种计 2 种，欧、亚、非三大洲与南美洲无共有种，而北美洲(包括中美洲)与南美洲有一共有种，即 *Salix humboldtiana*。柳属的相同种或不同的种，远隔大洋广布在世界五大洲上，按照现代的自然地理条件是很难理解的，这只能从历史地理条件来探寻形成现代分布的原因。

根据板块构造和大陆漂移的理论，泛古大陆 (Pangea)，迄至 60 年代 R. S. Dietz 等根据板块构造和海底扩张，有关大陆漂移机制的原理复原的联合古陆，以及 1984 年美国国家航空和航天局用卫星技术获得的测量数据，认为泛古大陆分裂漂移，始于 1 亿 8 千万年前。在第三纪至第四纪初，欧洲与北美洲还有连接，当时的白令海峡还是一片陆地，连接着亚洲和北美洲，上述柳属共有种的一部分种或相近种，也包括现在已灭绝的种，当时可能已生长在这些相连的古陆上了。在第四纪初，北极地区和阿拉斯加的大部分地区没有遭受到冰冻。在冰期，西伯利亚冰盖没有越过北纬60°，尤其是其东北部的若干地区。当时的欧洲与北美洲的大部，多次遭受大陆冰盖的覆没。而当时的亚洲，气温较欧洲和北美洲的东部和北部稍高，主要是山地冰川，大部分平原地区未遭受冰川覆盖。欧洲的植物群在那时遭受到严重的冲击，柳树也和其他植物一样，向南方迁移，部分植物流向东方，甚至渗透到北美洲的阿留申群岛。到间冰期，气温回升，渐趋暖和，而原生长在亚洲或北美洲西部的种也可向西或向东扩散，由于这样的反复交流和互相杂交等原因，形成现有的各大

本文承蒙王战教授、傅沛云副教授及潘广副教授提出宝贵意见，吴征镒教授提供大量资料，谨此致谢。

洲柳属共有种和相近种的分布面貌。欧、亚、北美三大洲或仅欧、亚两洲或亚洲和北美洲、或欧洲和北美洲的共有种，都是泛北极植物区系的柳树种。

从柳树的种在五大洲分布的百分比看，亚洲最多，约占世界柳属种数的 71.29%，而我国产 257 种(其中特有种 179 种)，约占亚洲柳树种数的 77.33%。柳树在我国的分布，以西南山区为最多，这是由于：印度板块向北俯冲，引起第三纪中、晚期的喜马拉雅造山运动，使青藏高原崛起，古地中海消失，形成喜马拉雅山脉，它与东边的横断山脉，垂直分带性都明显，由山脚的热带至山顶的寒带，各个气候带都有；另外，这里又是太平洋季风和西南印度洋季风交会的地带，自然条件变得十分复杂和多样，所以这个地区既是孕育新种的发祥地，又是保存新种和老种的避难所。从整体看，在第四纪冰期中，亚洲植物种类比欧洲和北美洲植物损失少。以上这些是亚洲和我国柳属种类繁多的主要原因。

二、多雄蕊柳树是柳属中最原始的种群

从世界多雄蕊柳树(雄花有三个雄蕊以上的柳树)的分布看，欧洲仅产一种，并和亚洲

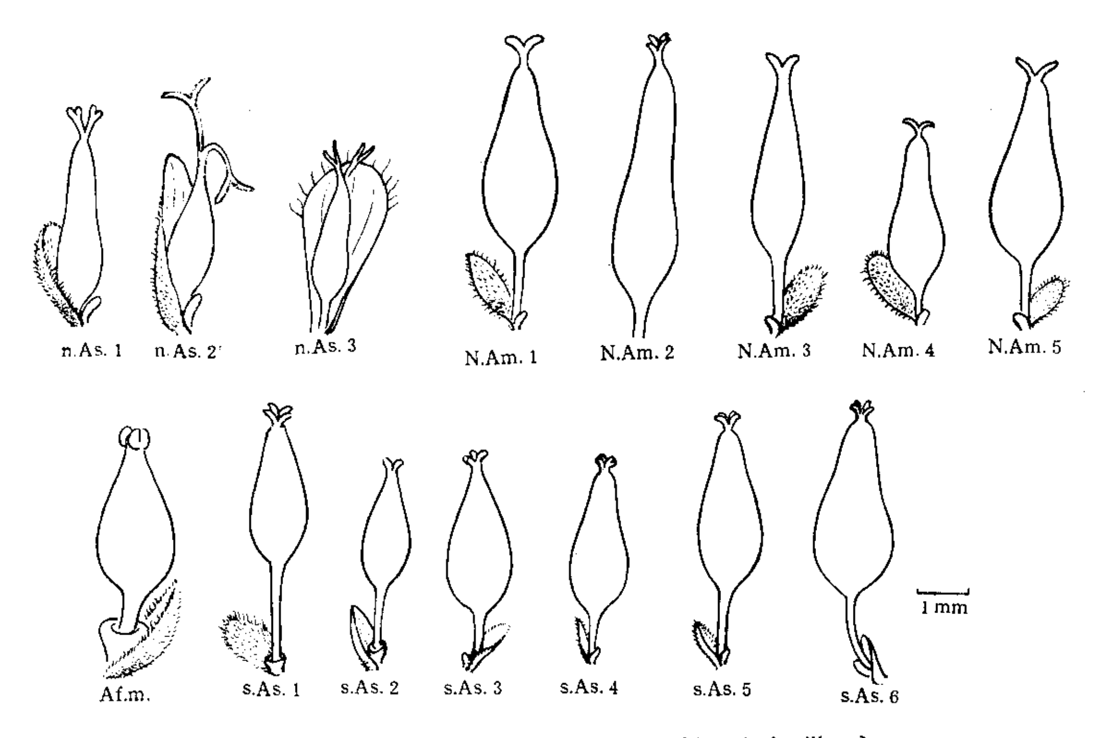


图 1 多雄蕊柳树的雌花 (female flowes of multistaminal willows)

n. As. 1—3. 亚洲"北方型"(包括钻天柳的雌花) [Northern type of Asia (including female flower of *Chesenia arbutifolia*)]; N. Am. 1—5. 北美洲的 (of North America, N. L. Britton and H. C. Brown,1913); Af. m. 非洲南部马达加斯加岛上的 (of South Africa, A. Kimura, 1938); S. AS. 1—6 亚洲"南方型"(Southern type of Asia)。n. As. 1: 五蕊柳 *Salix pentandra* L.; n. As. 2: 大白柳 *S. maximowiczii* Kom.; n. As.3: 钻天柳 *Chesenia arbutifolia* (Pall.) A. Skv. (*Salix arbutifolia* Pall.); N. Am. 1: *Salix amygdaloides* Anderss.; N. Am. 2: *S. serissima* (Bailey) Fernald; N. Am. 3: *S. lucida* Muhl.; N. Am. 4: *S. nigra* Marsh.; N. Am. 5: *S. wardi* Bebb.; Af. m.: *S. madagascariensis* Bejer.; s. As. 1: 四子柳 *S. tetrasperma* Roxb.; s. As. 2: 南川柳 *S. rosthornii* Seemen s. As. 3: 云南柳 *S. cavaleriei* Lévl.; s. As. 4: 水柳 *S. warburgii* Seemen; s. As. 5: 腺柳 *S. chaenomeloides* Kimura; s. As. 6: 腾冲柳 *S. tengchongensis* C. F. Fang。

共有。亚洲产28种，以其雌株的子房和蒴果的外部形态看，绝大多数的种，基本上可划分为两个类型，在地理上，以北纬 40° 为界，在其北的，可称为"北方型"，其特征是花柱明显，柱头较长，有的种的子房在授粉后，柱头连同部分花柱逐渐脱落，如大白柳 *Salix maximowiczii* 和钻天柳 *Chosenia arbutifolia* (*Salix arbutifolia*)，子房和蒴果长卵状圆锥形至狭圆锥形，子房柄短或近无，或仅为腺体长的 1—(2)倍，苞片达子房的一半以上，腺体 1—2，圆柱形，约 7 种(包括钻天柳在内)(见图 1 和表 1)，其中 *Salix pentandroides*，康定柳 *S. paraplesia* 和呼玛柳 *S. humaensis* 都和五蕊柳 *S. pentandra* 的亲缘很近；而康定柳向西南可分布到北纬 30°，基本上生长在海拔 (1500)1800m 以上的山区。在北纬 40° 以南的低海拔地区的多雄蕊柳树，可称为"南方型"，其特征是花柱短或无，柱头在花盛开时短而粗，近冠状；子房和蒴果较短，卵状圆锥形至近球形；子房柄长，一般长为腺体长的 3—5 倍(有的种至果期伸的更长)；苞片达子房基部，腺体杯状或部分种为圆柱形 (见图 1 和表 1)。主要代表如四子柳 *Salix tetrasperma*，我国北纬 25° 为其分布区的北界，往南一直分布到中南半岛南端、马来西亚和菲律宾等地；向西可分布到印度、巴基斯坦、伊朗至叙利亚为 *Salix safsaf* 代替，一直分布到非洲北部。

北美洲的柳属植物与欧洲、亚洲都有共有种。此外，在多雄蕊柳树中，介于亚洲"北方型"和"南方型"之间的种，如 *Salix serissima* 的外部形态很象欧、亚的五蕊柳，但子房柄长。又如 *Salix nigra*，*S. amygdaloides* 的外形很象欧、亚的三蕊柳 (*S. triandra*)，但雄蕊不是三枚，而是多枚，其子房形态、子房柄、花柱与柱头又很象"南方型"的雌株 (详见表 1 及图 1)，这些特征的变化介于两型之间，这一点使人难以理解。看来，北美洲的多雄蕊柳树与欧、亚两洲的联系，一种可能是亚洲和北美洲未隔裂前，气候暖和，亚洲"南方型"的多雄蕊柳树，已满布欧、亚、北美三大洲，这个联系可能是主要的，而亚洲的"北方型"的多雄蕊柳树可能是冰期中演化起来的，没有越过白令海峡；另一种联系见以下南美洲部分。

非洲计有柳树 8 种，三种产于非洲北部，5 种多雄蕊柳树分布在赤道以南，其中一种产于马达加斯加岛(见图 1)。这些柳树与 *S. safsaf* 相似外，也与亚洲的四子柳近似 (见图 1)，这说明两洲的柳树有密切的关系。

南美洲仅发现一种 *Salix humboldtiana*，有几个变种，属于多雄蕊的，分布在巴西、智利，北至古巴、墨西哥北纬 23° 以南的热带和赤道地区。雌蕊的外部形态，与非洲和亚洲的"南方型"的柳树相似(见表 1)，与北美洲的多雄蕊柳树(除个别种的花柱明显、子房较长外)也相似。据板块构造和大陆漂移学说，认为在白垩纪晚期或中期，距今约八千万年前，亚洲、非洲和南美洲都连接或开始分离，至第三纪初，南美洲的东北海岸与非洲中部的西海岸仍保持微小的连接，两大洲的完全分开是在始新世之后，即第三纪中期才发生的。由此看来，亚洲南部、非洲和南美洲的多雄蕊柳树可能是三大洲未完全脱离或两洲离开的距离不太远，没有超过柳树种子 (仅能存活数天) 能随风飞越的范围时，进行交流的。另外，据地史资料，在第四纪，热带地区的生境条件变化不大，热带植被安然地发展着，柳树和其他热带植物一带，分化很少。第三纪晚期，博利瓦尔海沟的上升和干涸，使南、北美洲有陆桥连接。通过这一陆桥从南美洲向北扩散，如南美洲的 *Salix humboldtiana* 可生长在墨西哥北纬 23° 以南地区，这一界线与亚洲的四子柳相同。23° 以北为另一种多雄蕊柳树所代替。在北美洲，遭受到第四纪气候变化的影响，以及与其他柳树杂交等原因，引起

表 1 亚洲、非洲、南美洲和北美洲的多雄蕊柳树的雌蕊形态的比较

Table 1 Morphological differences among multistaminal willows from Asia, Africa, North & South America

洲 Continents / 雌蕊各部位 Parts of pistil	亚洲 Asia 南方型 Southern type	非洲 Africa	南美洲 South America	北美洲 North America	亚洲 Asia 北方型 Northern type
子房或蒴果的形状 Form of ovary or capsule	卵状圆锥形 Ovate-coniform 近球形 Subglobose	卵形 Ovate 近球形 Subglobose	卵状圆锥形 Ovate-coniform 近球形 Subglobose	长圆状圆锥形 Oblong-coniform, 卵状圆锥形 Ovate-coniform	狭卵状圆锥形 Narrowly ovateconiform, 狭圆锥形 Narrowly coniform
子房 宽/长 Ratio of width to length of ovary	0.38	0.6		0.36	0.33
花柱长度比(亚洲南方型=1) Style length (Southern type of Asia = 1)	1	>0 <1	>0 <1	1.7	5
柱头的形状 Form of stigma	短,冠状 Short, Crown-like	粗短,冠状 Fat & short, Crown-like	粗短,冠状 Fat & short, Crown-like	长圆形,披针形 Oblong, Lanceolate	短,线状披针形 Short, linear-Lanceolate
子房柄的长度比(亚洲北方型=1) Pedicel length (Northern type of Asia = 1)	4.78	4.67		3.6	1
子房柄/腺体 Ratio of pedicel to gland	6.7	2	3—5	3.8	0.37
腺体的形状 Form of glands	杯状 Cupular 圆柱形 Cylindraceous	杯状 Cupular		圆柱形 Cylindraceous	圆柱形 Cylindraceous
苞片/(子房+子房柄) Ratio of bract to ovary & pedicel	0.21	0.52		0.34	1.06

种的分化和变异。所以,北美洲的多雄蕊柳树很象亚洲的"南方型"。这个联系,是在第三纪晚期,通过非洲、南美洲经中美洲和北美洲相联系的,但这条途径是次要的,仅在少数多雄蕊柳树中起作用。

杨柳科三个属(有人将本科分为四个属)和绝大多数的种都分布在北半球,一般分类学家认为该科起源于北半球,在时间上发生于晚白垩纪。从上面多雄蕊柳树的雄蕊多数,雌蕊的形态又这样相似(见表 1),再联系板块构造和大陆漂移学说,可见,柳属起源的时间也许比晚白垩纪还要早些。若不是这样,很难理解。另外从柳树的形态分析,多雄蕊柳树的芽鳞,由一枚大鳞片,包裹着内面的两个小鳞片(而二雄蕊柳和一雄蕊柳仅一枚芽鳞);它的雄蕊数目,在三枚以上至 8—9 枚,不定数;柱头冠状,有的种的腺体呈杯状(亚洲的"南方型"及非洲的一些柳树)。这些特征与杨属 *Populus* 相似。据生物进化的一般规律,从低级向高级发展的过程是:器官数量由多数至少数,由不定数至定数。由此看来,多雄蕊柳树应该比三雄蕊、二雄蕊和一雄蕊的柳树原始。这一群柳树可以认为是柳属中最原始的种群,而亚洲的"南方型"较"北方型"更原始。

三、柳属植物的发祥地

世界多雄蕊柳树的种类,亚洲最多,约 28 种。而亚洲又以我国最多,主要的分布范围:北至黄河流域中、下游,东至山东、江苏、浙江、福建和台湾等沿海省份,西至甘肃南部、四川、云南、贵州等省,向南包括广东、广西,以及中南半岛北部的部分地区,即东经 100° 以东,北纬 20—40° 之间的地区。这个地区,与吴征镒和张宏达两位教授各自所指的被子植物起源的地理范围基本一致。在这个地区上,不仅生存着许多古老植物的科、属,也生存着19种多雄蕊柳树(我国 16 种,越南 3 种),占亚洲多雄蕊柳树种数的 67.86%,占世界的 46.34%。在这 19 种柳树中,我国江南至东南沿海地区产 14 种,最为集中。近年来潘广在辽宁西部"燕辽地区"(东经 120°31′,北纬 40°58′)发现的化石群,认为被子植物主要起源于中国北部地区;这批"被子植物先驱"化石,比白垩纪被子植物化石早七千多万年,当然,这些论断有待进一步研究。上述发现的化石群地区,恰是现存的多雄蕊柳树亚洲"北方型"的五蕊柳的分布南界,同时也是"南方型"的腺柳 *Salix chaenomeloides* 的分布北界。在发现的化石中,一些化石与现今生存在热带、亚热带科的种相近。推测当时的气候比现在热的多。估计早期的"南方型"柳树的分布北界,应比现在的北界往北遥远的多。"南方型"和"北方型"的分化,是长期适应不同气候和生境条件的结果。东亚北纬 20—40° 地区是多雄蕊柳树的生存中心和演化中心,也是发源地。亚洲和世界的多雄蕊柳树都是从这块古陆上扩散出去的。因此,这个地区也应是柳属植物的发祥地。

四、结　论

柳属植物在全世界约 526 种,它们在各大洲的分布是不均匀的,亚洲种数最多,欧洲次之,北美洲再次之,非洲产 8 种,南美洲仅产一种。一个属内的同一种或不同的种分布在各大洲上,这不仅是与现代的自然地理条件有关,而且更重要的是自然历史条件和古地理因素综合作用的结果;只有运用大陆板块漂移的理论,才能得到比较合理的解释。但据柳树在南半球的分布,和外部形态特征的分析,说明多雄蕊柳群是柳属中最原始的种群,

发生的时间早于晚白垩纪。我国的南部、西南部和中南半岛的北部地区，即东经 100° 以东，北纬 20°—40° 之间，是多雄蕊柳群的生存中心和演化中心和发源地，也应是柳属植物的发祥地。

参 考 文 献

[1] 王战、方振富等，1984：中国植物志，第二十卷第二分册，科学出版社，北京。

[2] 方振富、赵士洞，1981：青藏高原柳属植物的发生和分布，植物分类学报 **19**(3)：313—317。

[3] 史密斯，A. G.，布里登，J. C.，鄭理珍等译，1980：中生代及新生代古大陆图，地质出版社，北京。

[4] 吴征镒，1965：中国植物区系的热带亲缘，科学通报 **1**：25—33。

[5] 吴征镒，王荷生，1983：中国自然地理，植物地理(上)，科学出版社，北京。

[6] 吴鲁夫，E. B. 著 (1943)，仲崇信等译，1960：历史植物地理学引论，科学出版社，北京，128—197。

[7] ——，仲崇信等译，1964：历史植物地理学，科学出版社，北京，174—214。

[8] 张宏达，1980：华夏植物区系的起源和发展，中山大学学报(自然科学版)**1**：89—95。

[9] 威尔逊，J. T. 等著(1972)，«大陆漂移»翻译组译，1975：大陆漂移，科学出版社，北京。

[10] 潘广，1983：华北燕辽地区侏罗纪被子植物先驱与被子植物的起源(摘要)，科学通报**24**：1520。

[11] Argus, G. W., 1969: The Genus Salix in Alaska and the Yukon, National Museum of Natural Sciences, Ottawa.

[12] Britton, N. L., 1913: Illustrated Flora of the Northern United States, Canada and the British Possessions, 2 ed. Charles Scribner's Sons, New York, I: 591—605.

[13] Candolle, D., 1868: Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis, Victoris Masson et Filii, Parisiis, **16**: 190—331.

[14] Hooker, J. D., 1888: Flora of British India, L. Reeve & Co., London, **5**: 626—637.

[15] Hooker, W. J., 1838: Flora Boreali-Americana, Hafner, New York, **2**: 144—155.

[16] Kimura, A.: Symbolae Iteologicae III, V, X, XIV, *Science Reports of the Tôhoku Imperial University*, 4 ser. Biology, Vol. **XII** (1): 97—112, 1937; **XIII**(1); 72—82, 1938; **XVIII**(4): 544—553, 1950; **XXIII** (1): 7—16, 1957.

[17] ————, 1957: Enumeratio Salicacearum in Insuli Yezoensi, Sachalinensi et Kurilensibus Sponte Crescentium, *Journal of the Faculty of Agriculture*, Hokkaido Imperial University, Sapporo, **XXVI**(4): 391—452.

[18] Lecomte, M. H., 1931: Flore Generale de L'indo-Chine, Masson et Co. Editeurs, Paris, **5**: 1043—1051.

[19] Nakai, T. 1930: Flora Sylvatica Koreana, the Forest Experiment Station, Government General of Chosen, Keijyo, Japon, **18**: 63—218.

[20] Ohwi, J. 1978: Flora of Japon, Shibundo, Tokyo, 465—476, 1446, 1463.

[21] Post, 1933: Flora of Syria Palestine and Sinai, American Press, Beirut, **2**: 528—534.

[22] Sargent, C. S., 1917: Plantae Wilsonianae, the University Press, Cambridge, **3**: 93—179.

[23] Scoggan, H. J., 1978: The Flora of Canada, National Muscum of Natural Siences, Canada, **3**: 552—589.

[24] Tutin, T. G. et al., 1964: Flora of Europaea, Cambridge University Press, London, **I**: 43—54.

[25] Черепанов, С. К., 1981: Сосудистые Растения СССР, «Наука» Ленинградское Отделение, Ленинград, 456—460.

ON THE DISTRIBUTION AND ORIGIN OF *SALIX* IN THE WORLD

FANG ZHEN-FU

(*Institute of Forestry and Soil Science, Academia Sinica, Shenyang*)

Abstract 1. The distribution of *Salix* species among the continents. There are about 526 species of *Salix* in the world, most of which are distributed in the Northern Hemisphere with only a few species in the Southern Hemisphere. In Asia, there are about 375 species, making up 71.29 percent of the total in the world, including 328 endemics; in Europe, about 114 species, 21.67 percent with 73 endemics; in North America, about 91 species, 17.3 percent with 71 endemics; in Africa, about 8 species, 1.5 percent, with 6 endemics. Only one species occurs in South America. Asia, Europe and North America have 8 species in common (excluding 4 cultivated species). There are 34 common species between Asia and Europe, 14 both between Europe and North America and between Asia and North America, 2 between Asia and Africa. Acording to the Continental Drift Theory, the natural circumstances which promoted speciation and protected newly originated and old species were created by the orogenic movement of the Himalayas in the middle and late Tertiary. Besides, the air temperature was a little higher in Asia than in Europe and North America (except its west part) and the dominant glaciers were mountainous in Asia during the glacial epoch in the Quaternary Period. Then willows of Europe moved southwards to Asia. During the interglacial period they moved in opposite direction. Such a to-and-fro willow migration between Asia and Europe and between and North America occurred so often that it resulted in the diversity of willow species in Asia. Those species of willows common among the continents belong to the Arctic flora.

2. The multistaminal willows are of the primitive group in *Salix*. Asia has 28 species of multistaminal willows, but Europe has only one which is also found in Asia. These 28 species are divided into two groups, "northern type" and "southern type", according to morphology of the ovary. The boundary between the two forms in distribution is at 40°N. The multistaminal willows from south Asia, Africa and South America are very similar to each other and may have mutually communicated between these continents in the Middle or Late Cretaceous Period. The southern type willows in south Asia are similar to the North American multistaminal willows but a few species. The Asian southern type willows spreaded all over the continents of Europe, Asia and North America through the communication between them before the Quaternany Period. Nevertheless, it is possible that the willows growing in North America immigranted through the middle America from South America. The Asian northern type multistaminal willows may have originated during the ice period.

The multistaminal willows are more closed to populars in features of sexual organs. They are more primitive than the willows with 1—3 stamens and the most primitive ones in the genus.

3. The center of origin and development of willows Based on the above discussion it is reasonable to say that the region between 20°—40°N in East Asia is the center of the origin and differentiation of multistaminal willows. It covers Southern and Southwestern China and northern Indo-China Pennisula.

Key words *Salix;* Distribution; Origin